*ПАРАЗИТОЛОГИЯ, 51, 3, 2017*

*УДК 595.121:597.317.1(262.5)*

# ФАУНА ЦЕСТОД ХРЯЩЕВЫХ РЫБ (CHONDRICHTHYES: ELASMOBRANCHII) ЧЕРНОГО МОРЯ: СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

**© Т. А. Полякова,[1] А. В. Гаевская,[1] В. В. Корнюшин,[2] Н. М. Бисерова[3]**

[1] Институт морских биологических исследований им. А. О. Ковалевского РАН
пр. Нахимова, 2, Севастополь, 299011
E-mail: polyakova-acant@yandex.ru
[2] Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАНУ
ул. Богдана Хмельницкого, 15, Киев, 0160
[3] Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
Ленинские горы, 12, Москва, 119991

Поступила 18.01.2017

Ревизия современного состояния фауны цестод хрящевых рыб Черного моря — скатов *Dasyatis pastinaca* (L.) и *Raja clavata* L. и акулы катран *Squalus acanthias* L. выявила низкий уровень их изученности. Многие видовые названия цестод, указанные для черноморских эласмобранхий, в настоящее время не являются валидными; некоторые виды сведены в синонимы без изучения сравнительной морфологии; перевод отдельных видов цестод в состав других родов не был подтвержден морфологическими исследованиями; синонимия отдельных видов запутана и не соответствует признанным синонимам валидных видов; под одним названием числятся разные виды, описания которых в данном водоеме противоречат друг другу; находки других видов в Черном море из-за отсутствия в этом водоеме их специфичных окончательных хозяев являются сомнительными. Проведен сравнительный анализ фаун цестод скатов *R. clavata*, *D. pastinaca* и акулы *S. acanthias* из Средиземного и Черного морей. У изученных трех видов эласмобранхий в обоих водоемах выявлено равное количество видов цестод — 29, общими оказались 12 видов цестод. Эндемизм фауны цестод эласмобранхий Черного моря по современным данным составляет 30 %.

*Ключевые слова*: цестоды, Bothriocephalidea, Diphyllidea, Trypanorhyncha, Tetraphyllidea, Rhinebothriidea, Phyllobothriidea, Onchoproteocephalidea, эласмобранхии, *Dasyatis pastinaca*, *Raja clavata*, *Squalus acanthias*, Черное море.

В последнее время в систематике цестод хрящевых рыб Мирового океана произошли существенные изменения, связанные с выделением новых отрядов, семейств, родов, видов и восстановлением валидности «старых» таксонов (Ruhnke, 1994, 1996, 2011; Palm, 2004; Tyler, 2006; Palm et al., 2009; Healy et al., 2009; Olson et al., 2010; Caira et al., 2013; Caira, Jensen, 2014; Caira et al., 2014; Ruhnke et al., 2015).

К началу XXI в. фауна цестод черноморских эласмобранхнй насчитывала 33 вида из 3 отрядов — Diphyllidea van Beneden in Carus, 1863 (1 вид), Tetraphyllidea Carus, 1863 (11) и Trypanorhyncha Diesing, 1863 (21) (см. таблицу). В результате проведенной ревизии (Полякова, 2014) у скатов и акул крымского побережья Черного моря выявлено 26 видов цестод из 7 отрядов — Bothriocephalidea Kuchta, Scholz, Brabec et Bray, 2008 (1 вид), Diphyllidea (1), Trypanorhyncha (7), «Tetraphyllidea» Carus, 1863 (2), Rhinebothriidea Healy, Caira, Jensen, Webster et Littlewood, 2009 (7), Phyllobothriidea Caira, Jensen, Waeschenbach, Olson et Littlewood, 2014 (1) и Onchoproteocephalidea Caira, Jensen, Waeschenbach, Olson et Littlewood, 2014 (7) (см. таблицу).

Анализ современных названий и синонимии тех видов цестод (Ruhnke, 1994, 1996, 2011; Palm, 2004; Tyler, 2006), которые ранее были обнаружены у эласмобранхий Черного моря (Османов, 1940; Погорельцева, 1960; Гаевская и др., 1975; Корнюшин, Солонченко, 1978), показал, что многие названия в настоящее время не являются валидными, а синонимия отдельных черноморских цестод запутана и не соответствует признанным синонимам валидных видов. Под одним названием числятся разные виды цестод, чьи описания, выполненные на черноморских особях, противоречат друг другу. Кроме того, находки некоторых видов цестод у скатов и акул в Черном море являются сомнительными, поскольку их специфичные окончательные хозяева отсутствуют в данном водоеме.

В связи с этим возникла необходимость переисследования цестод, паразитирующих у скатов *Dasyatis pastinaca* (L.) и *Raja clavata* L., а также у акулы катран *Squalus acanthias* L., единственных представителей п/класса Elasmobranchii в Черном море.

BOTHRIOCEPHALIDEA. Представители данного отряда в Черном море впервые отмечены в конце XIX в. (Ульянин, 1872). До наших исследований здесь были известны: *Bothriocephalus scorpii* (Muller, 1779) от морского ерша *Scorpaena porcus*, а также от ската *R. clavata*; *B. gregarius* Renaud, Gabrion et Pasteur, 1983 — от камбалы калкан *Scophthalmus maeoticus*; *B. claviceps* (Goeze, 1782) — от речного угря *Anguilla anguilla*; *Ptychobothrium atherinae* Tschernyschenko, 1949 — от атерины *Atherina boyeri* (Гаевская и др., 1975; Корнюшин, Кулаковская, 1984; Солонченко, Руднева, 1997; Гаевская, Корнийчук, 2003). Нами у ската *R. clavata* (Крым, мыс Сарыч, Форос) также обнаружены половозрелые особи, которых мы отнесли к роду *Bothriocephalus*. Однако поскольку морфологически они не соответствовали ни одному из известных представителей данного рода, мы оставили их пока под условным названием *Bothriocephalus* sp. (Полякова, 2003).

DIPHYLLIDEA. В Черном море встречается единственный представитель этого отряда — *Echinobothrium typus* van Beneden, 1849. Впервые вид обнаружен в данном водоеме у *R. clavata* от побережья Румынии (Borcea, 1934). Описание Л. Борче, дополненное данными по неполовозрелым особям (Погрельцева, 1960), включено в региональный определитель (Гаевская и др., 1975). Изучение ультратонкого строения сколекса и поверхности стробилы, а также детального строения мускулатуры хоботкового аппарата *E. typus* дало дополнительные сведения об особенностях его морфологии в Черном море (Бисерова, 1991). Согласно данным Tyler (2006), Систематика цестод скатов и акул Черного моря

Systematics of cestodes of the Black Sea elasmobranchs

| Вид | Семейство | Отряд[1] | Хозяин[2] |
|---|---|---|---|
| *Bothriocephalus* sp.[3] | Bothriocephalidae | Bot | Rc |
| *Echinobothrium typus* van Beneden, 1849 | Echinobothriidae | Dip | » |
| *Grillotia erinaceus* (van Beneden, 1858) | Lacistorhynchidae | Try | » |
| G. (*Christianella*) *minuta* (van Beneden, 1849) (syn. *C. minuta* (van Beneden, 1849))[8] | » | » | Rc, Dp, Sa |
| *Gilguinia squali* (Fabricius, 1794)[6] | Gilguinidae | » | Dp |
| *Dollfusiella aculeata* Beveridge, Neifar et Euzet, 2004[4, 5] | Eutetrarhynchidae | » | » |
| *D. spinifer* Dollfus, 1969 (syn. *Eutetrarhynchus spinifer* Dollfus, 1969)[6] | » | » | » |
| *Parachristianella trygonis* Dollfus, 1946[5] | » | » | » |
| *Prochristianella papillifer* (Poyarkoff, 1909) Dollfus, 1957 (syn. *P. trigonicola* Dollfus, 1946) | » | » | » |
| *Progrillotia louiseuzeti* Dollfus, 1969[7] | Progllotiidae | » | » |
| *P. dasyatidis* Beveridge, Neifar et Euzet, 2004[5] | » | » | » |
| *Progrillotia* sp.[3] | » | » | » |
| *Kotorella pronosoma* (Stossich, 1901)[6] | Tentaculariidae | » | » |
| *Kotorella* sp.[3] | » | » | » |
| *Anthobothrium auriculatum* (Rud., 1819)[6] | Incertae sedis | «Tet» | Rc |
| *A. cornucopia* (Rud., 1819)[6] | То же | » | Dp |
| *Caulobothrium* sp.[3, 4] | » » | » | » |
| *Trilocularia gracilis* Olsson, 1867[6] | Triloculariidae | » | Sa |
| *Trilocularia* sp.[3] | » | » | » |
| *Phyllobothrium* sp.[3] | Phyllobothriidae | Phy | » |
| *Phyllobothrium squali* Yamaguti, 1952[6] | » | » | » |
| *Acanthobothrium ponticum* Borcea, 1934[6] | Oncobothriidae | Onc | Rc, Dp |
| *A. coronatum* (Rud., 1819)[8] | » | » | То же |
| *A. dujardini* van Beneden, 1850[7] | » | » | » » |
| *Acanthobothrium* sp. 1[3] | » | » | Rc |

*Продолжение таблицы*

| Вид | Семейство | Отряд[1] | Хозяин[2] |
|---|---|---|---|
| *Acanthobothrium* sp. 2[3] | Oncobothriidae | Onc | Rc |
| *Acanthobothrium* sp. 3[3] | » | » | » |
| *Acanthobothrium* sp. 4[3] | » | » | » |
| *Acanthobothrium* sp. 5[3] | » | » | Dp |
| *Acanthobothrium* sp. 6[3] | » | » | » |
| *Acanthobothrium crassicolle* Wedl, 1855[5] | » | » | » |
| *Cairaeanthus ruhnkei* Kornyushin et Polyakova, 2012 (syn. *Phyllobothrium lactuca* van Beneden, 1850 sensu Borcea (1934); Погорельцева (1960))[3] | Anthocephaliidae | Rhi | » |
| *Cairaeanthus healvae* Kornyushin et Polyakova, 2012 (syn. *Phvllobothrium gracilis* Wedl, 1855 sensu Borcea (1934); Погорельцева (1960))[3] | » | » | » |
| Anthocephaliidae gen. sp. 1[3] | » | » | » |
| Anthocephaliidae gen. sp. 2[3] | » | » | » |
| *Rhinebothrium walga* (Shipley et Hornell, 1906)[4, 5] | Rhinebothriidae | » | » |
| *Scalithrium minimum* (van Beneden, 1850) Ball, Neifar et Euzet, 2003 (syn. *Echeneibothrium minimum* van Beneden, 1850)[6] | » | » | Rc, Dp |
| *Rhabdotobothrium* sp.[3, 4] | » | » | Dp |
| *Echeneibothrium variabile* van Beneden, 1850 | Echeneibothriidae | » | Rc |
| *Rhynchobothrius* (*Tetrarhynchobothrium*) *tenuicolle* Diesing, 1854 nomen nudum | — | Try | » |
| *Rhynchobothrius tetrabothrius* van Beneden, 1850 nomen nudum | — | » | Dp |
| *Tetrarhynchus tenuicolle* Diesing, 1854 nomen nudum | — | » | Rc |
| *Rhynchobothrius erinaceus* van Beneden, 1861 nomen nudum | — | » | » |
| *Tetrarhynchobothrium erinaceus* van Beneden, 1861 nomen nudum | — | » | » |
| *T. minutus* van Beneden, 1850 nomen nudum | — | » | Dp |
| *Rhynchobothrius minutus* van Beneden, 1850 nomen nudum | — | » | » |

Примечание. [1] — классификация отрядов по (Kuchta et al., 2008; Caira et al., 2014): Bot — Bothriocephalidea, Dip — Diphyllidea, Try — Trypanorhyncha, «Tet» — «Tetraphyllidea», Onc — Onchoproteocephalidea, Phy — Phyllobothriidea, Rhi — Rhinebothriidea; [2] — скаты и акулы Черного моря, у которых найдены цестоды: Rc — *Raja clavata*, Dp — *Dasyatis pastinaca*, Sa — *Squalus acanthias*; [3] — новые роды и виды цестод; [4, 5] — роды (4) и виды (5) цестод, впервые обнаруженные у скатов и акул Черного моря; [6] — виды цестод нами не найдены у эласмобранхпй Крымского побережья; [7] — ошибочное определение вида; [8] — сомнительные находки видов в Черном море ввиду отсутствия их специфичных хозяев.

типовой материал *E. typus* от *R. clavata* из Северного моря был утерян. В настоящее время в мировых музеях нет препаратов *E. typus* от скатов из Атлантического океана, Средиземного и Черного морей (Tyler, 2006). По этой причине переописание *E. typus* было выполнено Tyler (2006) на основе исследования ваучерных экземпляров от средиземноморских скатов из личной коллекции L. Euzet. Однако Tyler (2006) не смог выделить из них неотипы и подчеркнул необходимость получения нового материала. В сборах дифиллид от *R. clavata* из Черного моря нами впервые обнаружены зрелые особи *E. typus*, депонированные в коллекции Института морских биологических исследований им. А. О. Ковалевского (Dmitrieva et al., 2015); на этом материале описаны детали вооружения сколекса и морфологии половой системы этого вида (Polyakova, 2015).

TRYPANORHYNCHA. До наших исследований у рыб Черного моря отмечали 21 вид цестод из 5 семейств этого отряда. Среди них 6 видов личинок — *Hepatoxylon trichiuri* (Holten, 1802), *Parachristianella trygonis* Dollus, 1946, *Nybelinia lingualis* (Cuivier, 1817), *Tetrarhynchobothrium* sp., *Tentacularia* sp. и *Tetrarhynchus* sp. — от костистых рыб и 15 видов половозрелых особей — *Rhynchobothrius minutus* van Beneden, 1850, *Tetrarhynchobothrium minutus* van Beneden, 1850, *Christianella minuta* (van Beneden, 1849), *Eutetrarhynchus spinifer* Dollfus, 1969, *Progrillotia louiseuzeti* Dollfus, 1969, *Rhynchobothrius* (*Tetrarhynchobothrium*) *tenuicolle* Diesing, 1854, *Tetrarhynchobothrium tenuicolle* Diesing, 1854, *Tetrarhynchus tenuicolle* Diesing, 1854, *Rhynchobothrius erinaceus* van Beneden, 1861, *Tetrarhynchobothrium erinaceus* van Beneden, 1861, *Grillotia erinaceus* (van Beneden, 1858), *Prochristianella trigonicola* Dollfus, 1957, *Rhynchobothrius tetrabothrius* van Beneden, 1850, *Gilguinia squali* (Fabricius, 1794) и *Kotorella pronosoma* (Stossich, 1901) — от скатов *D. pastinaca* и *R. clavata*, а также акулы катран *S. acanthias* (см. таблицу) (Borcea, 1934; Османов, 1940; Погорельцева, 1960; Гаевская и др., 1975; Корнюшин, Солонченко, 1978; Корнюшин, 1980; Найденова, Солонченко, 1989; Palm, Walter, 2000; Гаевская, Корнийчук, 2003; Мирошниченко, 2004; Гаевская, 2012, 2013).

В результате наших исследований у эласмобранхий Черного моря (Крым) обнаружено 7 видов трипаноринх из 3 семейств и 2 подотрядов: *Dollfusiella aculeata* Beveridge, Neifar et Euzet, 2004, *Grillotia erinaceus*, *Prochristianella papillifer* (Poyarkoff, 1909) Dollfus, 1957 (син. *P. trygonicola* Dollfus, 1946), *Parachistianella trygonis*, *Progrillotia dasyatidis* Beveridge, Neifar et Euzet, 2004, *Progrillotia* sp. и *Kotorella* sp. (см. таблицу) (Полякова, 2014; Полякова и др., 2015). Нами не найдены ранее отмеченные у рыб побережья Крыма 3 вида трипаноринх — *N. lingualis* l., *H. trichiuri* l. и *Gilguinia squali*. Тем не менее мы не исключаем возможности их обнаружения в других районах данного водоема. При анализе фауны цестод, ранее отмечаемых для рыб Черного моря, выяснилось, что наибольшая путаница в синонимах и валидности родовых и видовых названий возникла у представителей отряда Trypanorhyncha.

Например, *Grillotia* (*Christianella*) *minuta* (van Beneden, 1849) Beveridge et Cambpell, 2010, ранее неоднократно отмечалась от скатов *D. pastinaca*, *R. clavata* и акулы *S. acanthias* в Черном море (см. таблицу), но под разными названиями (*minuta* (*-us*)), и ее описания, данные разными авторами, противоречивы (Османов, 1940; Погорельцев, 1960; Гаевская и др, 1975;

Корнюшин, Солонченко, 1978). Впервые в Черном море этот вид был найден у ската *D. pastinaca* вблизи побережья Румынии (Borcea, 1934) и определен, но не описан как *Rhynchobothrius minutus* van Beneden, 1850. Позже вид описали от того же хозяина у побережья Крыма, но как *Tetrarhynchobothrium minutus* van Beneden, 1850 (Османов, 1940; Погорельцева, 1960). В черноморском определителе паразитов (Гаевская и др., 1975) *T. minutus* был указан уже как синоним *Christianella minuta* (van Beneden, 1849). Наиболее полно вид описан как *C. minuta* от обоих видов скатов и акулы (Корнюшин, Солонченко, 1978), правда, без анализа синонимии этого вида в Черном море. Позже, переисследовав свою коллекцию особей, ранее определенных как *C. minuta*, В.В. Корнюшин отнес их к *Progrillotia louiseuzeti* Dollfus, 1969, однако эта информация им не была опубликована. Позже Beveridge, Campbell (2010, стр. 125) при выделении подрода *Grillotia* (*Christianella*) Guiart, 1931, с типовым видом *Grillotia* (*C.*) *minuta* (van Beneden, 1849) Beveridge et Cambpell, 2010 специфичного паразита акул сем. Squatinidae, процитировали это устное сообщение В. В. Корнюшина. Таким образом, упомянутые выше находки *Grillotia* (*C.*) *minuta* в Черном море (Гаевская и др., 1975; Корнюшин, Солонченко, 1978) являются сомнительными, поскольку его специфический окончательный хозяин — акула *Squatina squatina* — отсутствует в данном водоеме. Кроме того, в настоящее время род *Rhynchobothrius* Rud., 1819 не является валидным и бóльшая часть его видов сведена в синонимы к видам из других родов, а виды *R. minutus* и *T. minutus* — nomen nudum (Palm, 2004). Поскольку авторские коллекции трипаноринх L. Borcea (1934), С. У. Османова (1940) и Т. П. Погорельцевой (1960) были утеряны, мы в настоящей работе не можем переисследовать особи, которые были указаны как *R. minutus* и *T. minutus* от скатов Черного моря, и уточнить их систематический статус.

*Gilquinia squali* (Fabricius, 1794). Впервые в Черном море вид найден у ската *D. pastinaca* в водах Румынии (Borcea, 1934) и отмечен под названием как *Rhynchobothrius tetrabothrius* van Beneden, 1850 с очень кратким описанием и без рисунков. В региональном определителе этот вид указан уже как синоним *Gilquinia squali* (Fabricius, 1794) (Гаевская и др., 1975). В цитируемом определителе описание *G. squali* дополнено сведениями, отсутствующими в работе (Borcéa, 1934), и сопровождается рисунком «гермафродитного членика», анатомия половой системы которого не соответствует таковой из типового диагноза *G. squali* (Palm, 2004). Более этот вид у черноморских рыб ни разу не был отмечен. Согласно данным Palm (2004), взрослые особи *G. squali* паразитируют у акул сем. Etmopteridae, Triakidae, Squalidae и Scyliorhinidae, а также у скатов из семейства Rajidae. Следовательно, если в дальнейших исследованиях будет подтверждена встречаемость *G. squali* у ската *D. pastinaca* в Черном море, то эти находки расширят географию цестод данного рода и круг окончательных хозяев.

*Tentacularia* sp. Личинок данного рода неоднократно отмечали у костистых рыб Черного моря (Гаевская и др., 1975; Мирошниченко, 2004). *Tentacularia* Bosc, 1797 — монотипичный род с типовым видом *T. coryphaenae* Bosc, 1797, паразитирующим у акул типично океанических семейств — Carcharhinidae, Sphyrnidae и Lamnidae (Palm, 2004). Исследовав собственные сборы трипаноринх и коллекцию В. В. Корнюшина от рыб северной части Черного моря, мы не обнаружили ни личинок, ни взрослых особей данного вида. Поскольку все указания на регистрацию личинок цестод данного рода у черноморских костистых рыб относятся к северной, северо-восточной и северо-западной частям данного водоема, в котором окончательные хозяева этих цестод не встречаются, мы считаем, что определение этих личинок как *Tentacularia* sp. было ошибочным.

*Grillotia erinaceus* (van Beneden, 1858). В Черном море эта цестода впервые обнаружена у ската *R. clavata* (Румыния), однако изначально ее отнесли к *Rhynchobothrius erinaceus*, сопроводив кратким описанием и без рисунков (Borcea, 1934). Позднее этот вид обнаружили и описали от того же хозяина в водах Крыма, но под названием *Tetrarhynchobothrium erinaceus* (Османов, 1940; Погорельцева, 1960). В определителе (Гаевская и др., 1975) вид фигурирует уже как *Grillotia erinaceus*. В работе В. В. Корнюшина и А. И. Солонченко (1978) подробно описана морфология *G. erinaceus* и в качестве его синонима указан *Tetrarhynchus tenuicolle* Pogorelceva, 1960, nec Diesing, 1854. Заметим, что Т. П. Погорельцева (1960) отнесла последний вид к роду *Tetrarhynchobothrium*, причем, по ее мнению, *T. tenuicolle* и *T. erinaceus* представляют собой 2 вида одного рода. Кроме того, в настоящее время род *Tetrarhynchus* Rud., 1809 не является валидным, а виды *Tetrarhynchus tenuicolle*, *Rhynchobothrius erinaceus* и *Tetrarhynchobothrium erinaceus* — nomen nudum (Palm, 2004). Типовым видом рода *Tetrarhynchobothrium* Diesing, 1854 является *T. tenuicolle*, который паразитирует у ската *R. clavata* (Ницца, Франция) (Palm, 2004, p. 437). Из-за схематичных и не содержащих морфометрических данных описаний черноморских особей *Rhynchobothrius* (*Tetrarhynchobothrium*) *tenuicolle* sensu Borcea (1934) и *Tetrarhynchobothrium tenuicolle* sensu Погорельцева (1960), а также из-за отсутствия авторских коллекций трипаноринх мы не можем утверждать, что под этими двумя названиями описан один и тот же вид — *Tetrarhynchobothrium tenuicolle*. В наших сборах от скатов черноморского побережья Крыма этот вид не найден. Сложность с определением систематического положения *G. erinaceus* из Черного моря заключается еще и в том, что этот вид, согласно Beveridge, Campbell (2007), является «видом-комплексом».

*Parachristianella trygonis* Dollus, 1946. До наших исследований у костистых рыб Черного моря находили только личинок *P. trygonis* (Гаевская и др., 1975). Нами впервые обнаружены половозрелые особи *P. trygonis* у черноморского ската *D. pastinaca* (Полякова, 2014).

*Dollfusiella aculeata* Beveridge, Neifar et Euzet, 2004. У костистых рыб Черного моря ранее определяли только личинку рода *Eutetrarhynchus* Pintner, 1913 (Гаевская и др., 1975). Впервые половозрелые особи цестод этого рода были обнаружены у ската *D. pastinaca* и определены как *Eutetrarhynchus spinifer* Dollfus, 1969 (Корнюшин, 1980). В настоящее время этот вид переведен в род *Dollfusiella* Campbell et Beveridge, 1994 как *D. spinifer* (Beveridge et al., 2004b). При исследовании собственных сборов трипаноринх и коллекции В. В. Корнюшина нами обнаружены половозрелые цестоды, принадлежащие к данному роду, но отличающиеся морфологическими признаками от *D. spinifer*. Вид определен как *D. aculeata* (Полякова, 2014).

*Prochristianella papillifer* (Poyarkoff, 1909) Dollfus, 1957 (син. *P. trygonicola* Dollfus, 1946). Впервые половозрелые особи цестод рода *Prochristianella* Dollfus, 1946 обнаружены, но не описаны у ската *D. pastinaca* (Крым, Севастополь) и определены как *P. trigonicola* Dollfus, 1946 (Корнюшин, 1980). Названный вид переисследован и сведен в младшие синонимы *P. papillifer* (Beveridge et al., 2004b). В наших сборах найдены особи, определенные как *P. papillifer* (Полякова, 2014) и полностью соответствующие описанию этого вида от типового хозяина ската *D. pastinaca* из Туниса (Beveridge et al., 2004b).

*Progrillotia dasyatidis* Beveridge, Neifar et Euzet, 2004. В Черном море представители рода *Progrillotia* Dollfus, 1946 впервые обнаружены у ската *D. pastinaca* в водах Крыма (Севастополь) и определены как *P. louiseuzeti* Dollfus, 1969 (Корнюшин, 1980). Позднее этот вид неоднократно отмечали не только у *D. pastinaca*, но и у ската *R. clavata* в районе Карадага (Найденова, Солонченко, 1989; Мирошниченко, 2004). Во всех цитируемых работах описание вида отсутствует. Исследовав собственные сборы трипаноринх данного рода и коллекцию В. В. Корнюшина, мы обнаружили в них половозрелые особи, не соответствующие *P. louiseuzeti* (Beveridge et al., 2004a), которые определены как *P. dasyatidis* (Полякова, 2014).

*Progrillotia* sp. У ската *R. clavata* обнаружены зрелые особи рода *Progrillotia*, отличающиеся от трех валидных видов: *P. pastinacae* Dollfus, 1946, *P. louiseuzeti* и *P. dasyatidis*. Кроме того, нами найдены плероцеркоиды этого вида без бластоцисты, локализующиеся в желчном пузыре бычка *Mesogobius batrachocephalus*. Обнаруженные особи отличаются от известных представителей рода *Progrillotia* и, по всей вероятности, являются новым видом. Согласно данным Palm (2004), окончательными хозяевами цестод рода *Progrillotia* являются скаты сем. Dasyatidae. Наши находки плероцеркоидов и зрелых особей *Progrillotia* расширяют географию распространения рода и дополняют сведения об их промежуточных (костистых рыбах) и окончательных хозяевах — скатах сем. Rajidae.

*Kotorella* sp. Род *Kotorella* Euzet et Radujkovic, 1989 — монотипичный и космополитный среди тентакуляриидных цестод (Palm, 2004) с единственным известным к настоящему времени видом *K. pronosoma* (Stossich, 1901). Его окончательные хозяева — скаты семейств Dasyatidae, Myliobatidae и Rhynchobatidae из Адриатического, Яванского, Средиземного, Черного и Китайского морей, северо-западной Атлантики, Персидского залива и Индийского океана (Palm, 2004). Впервые в Черном море были найдены 2 половозрелые особи *K. pronosoma* в спиральном клапане ската *D. pastinaca* у берегов Румынии (Palm, Walter, 2000). В наших сборах трипаноринх из желудка от этого же хозяина у побережья Крыма (Балаклава) и Кавказа (Новороссийск) обнаружены половозрелые особи цестод данного рода, существенно отличающиеся от *K. pronosoma* (Полякова и др., 2015). Кроме того, в районе Балаклавы у налима *Gaidropsarus mediterraneus* найдены плероцеркоиды, по морфологии вооружения хоботков соответствующие взрослым особям *Kotorella* sp., собранным из желудка ската. Данная находка — вторая регистрация личинок рода *Kotorella* у костистых рыб. Ранее их находили у пятнистой морской форели *Cynoscion nebulosus* из Мексиканского залива (Palm, Overstreet, 2000).

TETRAPHYLLIDEA. До наших исследований у черноморских эласмобранхий отмечали 11 видов из 5 родов: *Echeneibothrium* van Beneden, 1850, *Trilocularia* Olsson, 1867, *Anthobothrium* van Beneden, 1850, *Phyllobothrium* van Beneden, 1849 и *Acanthobothrium* van Beneden, 1849 (Гаевская и др., 1975). В результате ревизии отряда Tetraphyllidea из его состава выделены

3 новых отряда: Rhinebothriidea, Phyllobothriidea и Onchoproteocephalidea (Healy et al., 2009; Caira, Jensen, 2014; Caira et al., 2014). В результате в отряде «Tetraphyllidea» у скатов и акул в Черном море остались только роды *Trilocularia* и *Anthobothrium* (см. таблицу) (Погорельцева, 1960; Гаевская и др., 1975). Нами впервые у черноморских эласмобранхий обнаружены цестоды рода *Caulobothrium* Baer, 1948 (Полякова, 2014). Заметим, что в наших сборах пока не найдены известные для Черного моря цестоды рода *Anthobothrium* — *A. auriculatum* (Rud., 1819) и *A. cornucopia* (Rud., 1819), однако мы не исключаем вероятность их обнаружения в других районах Черного моря.

*Trilocularia* sp. В составе этого рода описано 2 вида — *T. gracilis* Olsson, 1869 и *T. eberti* Pickering et Caira, 2012 (Pickering, Caira, 2012). В Черном море у акулы катран *S. acanthias* (Севастополь, Новороссийск) ранее регистрировали *T. gracilis* (Османов, 1940; Погорельцева, 1960; Гаевская и др., 1975). Однако в наших сборах обнаружены особи, не соответствующие описаниям не только *T. gracilis* от катрана у побережья Швеции, Средиземного моря и Атлантики, но и *T. eberti* из Индийского океана (Pickering, Caira, 2012). Мы условно определили их как *Trilocularia* sp. (Полякова, 2014). Поскольку изученный вид встречается довольно редко (найдено всего 10 отдельных сколексов, 5 неполовозрелых червей и 3 свободные зрелые проглоттиды), то для его окончательного определения необходим дополнительный сбор материала.

*Caulobothrium* sp. Представители рода *Caulobothrium* впервые обнаружены нами в Черном море у ската *D. pastinaca* (Полякова, 2014). Черноморские экземпляры отличаются от 8 валидных видов этого рода (Caira et al., 2012) и пока определены как *Caulobothrium* sp. Цестоды данного рода встречаются у скатов родов *Himantura*, *Myliobatis*, *Aetobatis*, *Urolophus* в Карибском море (Колумбия), Атлантическом (Уругвай, Вудс Холл) и Тихом (Калифорния) океанах (Caira et al., 2012). Наши данные расширяют сведения не только о географическом распространении цестод данного рода (Черное море), но и о видовом составе их окончательных хозяев — *D. pastinaca*.

RHINEBOTHRIIDEA. *Echeneibothrium variabile* van Beneden, 1850. Род *Echeneibothrium* van Beneden, 1849 переведен из «Tetraphyllidea» в состав нового отряда Rhinebothriidea. В Черном море у *R. clavata* обнаружен и описан, но весьма кратко и со схематичными рисунками, только один представитель рода — *E. variabile* (Ульянин, 1872; Погорельцева, 1960; Гаевская и др., 1975). Вид нуждается в детальном переисследовании (Полякова, 2014).

*Cairaeanthus* Kornyushin et Polyakova, 2012. В Черном море у скатов ранее определяли 2 вида рода *Phyllobothrium*: *P. lactuca* van Beneden, 1850 и *P. gracilis* Wedl, 1855 (Borcea, 1934; Погорельцева, 1960). Нами выявлены существенные морфологические различия черноморских особей от типового описания *P. lactuca* у акулы *Mustelus mustelus* из Северного моря (Ruhnke, 1996, 2011) и их несоответствие современному диагнозу не только рода *Phyllobothrium*, но и отряда «Tetraphyllidea». В настоящее время *P. gracilis* переведен в род *Anthocephalum* Linton, 1890 отряда Rhinebothriidea как *A. gracilis* (Wedl, 1855) (Ruhnke, 1994, 2011). Поскольку виды, паразитирующие у *D. pastinaca* в Азово-Черноморском бассейне, отличались не только от *A. gracilis*, но и в целом от всех родов Rhinebothriidea, они описаны нами в качестве нового рода *Cairaeanthus* Kornyushin et Polyakova, 2012 с двумя видами: *C. ruhnkei* Kornyushin et Polyakova, 2012 и *C. healyae* Kornyushin et Polyakova, 2012 (см. таблицу) (Kornyushin, Polyakova, 2012).

*Rhinebothrium walga* (Shipley et Hornell, 1906). У *D. pastinaca*, обитающего вдоль крымского побережья Черного моря, нами впервые обнаружены представители рода *Rhinebothrium* Linton, 1890 и определены как *R. walga* (Полякова, 2006, 2014).

*Rhabdotobothrium* sp. В Черном море (Крым) у *D. pastinaca* нами впервые обнаружены цестоды рода *Rhabdotobothrium* Euzet, 1953 (Полякова, 2014). Черноморские особи отличаются от двух валидных видов — *R. dollfusi* Euzert, 1953 и *R. anterophallum* Campbell, 1975 (Euzet, 1994).

Anthocephaliidae gen. sp. 1 и Anthocephaliidae gen. sp. 2. У побережья Крыма у *D. pastinaca* обнаружено 2 вида цестод из сем. Anthocephaliidae Ruhnke, Caira et Cox, 2015 (см. таблицу), чьи морфологические особенности не соответствуют ни одному из валидных родов этого семейства (Ruhnke et al., 2015). Черноморские особи наиболее близки к *Phyllobothrium auricula* van Beneden, 1858 из Средиземного моря и Северной Атлантики, *P. foliatum* Linton, 1890 из Атлантики и к *P. loculatum* Yamaguti, 1952 из Японского моря. Согласно Ruhnke (2011, p. 180), эти виды относятся к отряду Rhinebothriidea, но являются видами incertae sedis. Цитируемый автор подчеркивает актуальность их переисследования для установления принадлежности к определенному таксону. Черноморские особи определены нами как Anthocephaliidae gen. sp. 1 и Anthocephaliidae gen. sp. 2.

PHYLLOBOTHRIIDEA. *Phyllobothrium* sp. В настоящее время из 24 родов отряда Phyllobothriidea (Caira et al., 2014) в Черном море (Болгария) отмечен только один валидный представитель рода *Phyllobothrium* — *P. squali* Yamaguti, 1952 у акулы *S. acanthias* (Vasileva et al., 2002). В наших сборах у катрана (Крым) найдены 4 зрелые особи, не соответствующие типовому описанию *P. squali* и определенные пока как *Phyllobothrium* sp.

ONCHOPROTEOCEPHALIDEA. Из 12 родов цестод этого отряда у скатов Черного моря встречается один род *Acanthobothrium* van Beneden, 1850. Ранее в данном водоеме у скатов отмечали 3 вида рода: *A. coronatum* (Rud., 1819), *A. dujardini* van Beneden, 1850 и *A. ponticum* Borcea, 1934 (Ульянин, 1872; Borcea, 1934; Погорельцева, 1960; Гаевская и др., 1975). Нами эти виды не найдены. При этом впервые у черноморских скатов обнаружены *A. crassicolle* Wedl, 1855 и 6 видов, определенных как *Acanthobothrium* sp. Сравнив типовое описание *A. coronatum* от специфичных окончательных хозяев — акул родов *Mustelus* и *Scyliorhinus* (Williams, 1969; Campbell, Beveridge, 2002) с его описаниями от скатов Черного моря (Borcea, 1934; Погорельцева, 1960), мы выявили существенные различия между ними. Учитывая то, что *A. coronatum* паразитирует только у выше указанных акул, не встречающихся в Черном море, мы считаем его первоначальное определение в Черном море ошибочным (см. таблицу). Проанализировав морфометрию всех онхоботриид из собственных сборов, а также очень краткие описания другого черноморского вида — *A. dujardini* (Borcea, 1934; Погорельцева, 1960) с признанными описаниями названного вида от скатов *Raja* spp. (Ла-Манш) (Euzet, 1959; Goldstein, 1967; Williams, 1969), мы пришли к выводу, что черноморские особи из скатов не являются *A. dujardini*. И наконец, описания еще одного вида *A. ponticum* от скатов Черного моря (Borcea, 1934; Погорельцева, 1960; Гаевская и др., 1975) столь существенно противоречат друг другу, что мы сравнивали морфологические особенности онхоботриид из наших сборов только с типовым описанием *A. ponticum* (Borcea, 1934). Анализ показал, что онхоботрииды от скатов у побережья Крыма отличаются от *A. ponticum*. Заметим, что систематическое положение *A. ponticum* до сих пор неоднозначно: одни считают его «сомнительным синонимом» *A. crassicolle* Wedl, 1855 и предположительно идентичным *A. benedeni* Lonnberg, 1889 (Goldstein, 1967), другие признают его валидным (Campbell, Beveridge, 2002; Caira et al., 2012). Только исследование нового материала из типового района (Румыния) и хозяина позволит окончательно установить его систематический статус.

*Acanthobothrium crassicolle* Wedl, 1855. Впервые в Черном море (Крым) выявлены зрелые особи *A. crassicolle* у *D. pastinaca* (Полякова, 2014). При сравнении их морфологических особенностей с кратким описанием «*A. ponticum*» sensu Погорельцева (1960) обнаружилось их существенное сходство, что позволяет высказать предположение, что Т. П. Погорельцева в действительности обнаружила *A. crassicolle*.

Таким образом, в результате ревизии фауны цестод эласмобранхий крымского побережья Черного моря установлено, что из 33 видов этих гельминтов, ранее регистрируемых у скатов и акул данной акватории (Погорельцева, 1960; Гаевская и др., 1975; Корнюшин, 1980), нами подтверждены находки только 4 видов (*Echinobothrium typus*, *Grillotia erinaceus*, *Prochristianella papillifer*, *Echeneibothrium variabile*); не найдено 9 видов, в том числе эндемик — *Acanthobothrium ponticum*; 7 видов являются nomen nudum; 2 вида ошибочно определены, поскольку их описания от черноморских скатов не соответствуют типовым описания этих видов (*Progrillotia louiseuzeti*, *Acanthobothrium dujardini*); находки 2 видов сомнительны (*Grillotia* (*Christianella*) *minuta*, *Acanthobothrium coronatum*) ввиду отсутствия их специфичных хозяев в данном водоеме (см. таблицу). Впервые у эласмобранхий Черного моря обнаружены представители 5 родов (*Rhabdotobothrium*, *Rhinebothrium*, *Caulobothrium*, *Dollfusiella*, *Parachristianella*); описан новый род *Cairaeanthus* с двумя новыми видами *C. healyae* и *C.ruhnkei*; 15 видов определены как sp. (*Acanthobothrium* — 6 видов, Anthocephaliidae gen. sp. 1—2, по 1 виду — *Bothriocephalus*, *Kotorella*, *Progrillotia*, *Caulobothrium*, *Trilocularia*, *Phyllobothrium*, *Rhabdotobothrium*); выделены 2 вида Anthocephaliidae gen. sp. 1—2, родовая принадлежность которых пока не ясна (см. таблицу). Таким образом, видовой состав цестод у скатов и акул крымского побережья Черного моря насчитывает 26 видов из 7 отрядов, и наибольшее видовое разнообразие (по 7 видов) отмечено среди представителей Trypanorhyncha, Rhinebothriidea и Onchoproteocephalidea, 2 вида из «Tetraphyllidea», а наименьшее (по 1 виду) — Bothriocephalidea, Diphyllidea и Phyllobothriidea (см. таблицу). Кроме того, фауна цестод скатов и акул в Черном море включает как минимум еще 3 подтвержденных вида, *Phyllobothrium squali* от *Squalus acanthias*, выловленного у побережья Болгарии (Vasileva et al., 2002), *Kotorella pronosoma* от *Dasyatis pas-*

*tinaca* (Palm, Walter, 2000) и *Acanthobothrium ponticum* от обоих видов скатов, исследованных у берегов Румынии (Borcea, 1934), типовой материал которых сохранился и депонирован в мировых музеях.

Фауна рыб Черного моря своеобразна, в нем обитают преимущественно костистые рыбы (142 вида) и только 8 видов хрящевых рыб (Васильева, 2007). Из 103 видов морских рыб 8 являются бореально-атлантическими реликтами, а остальные 95 относятся к средиземноморским иммигрантам, которые составляют 57 % видов, обитающих в Черном море. Среди хрящевых рыб в водах Черного моря массовыми видами являются представители только 3 родов (*Squalus acanthias, Raja clavata, Dasyatis pastinaca*), а находки остальных 6 видов из 5 семейств (Scyliorhinidae, Sphyrnidae, Alopiidae, Squatinidae, Gymnuridae) в районе Босфора и берегов Турции носят случайный и единичный характер. Исследованные в нашей работе скаты *R. clavata, D. pastinaca* и акула *S. acanthias* являются наиболее распространенными хрящевыми рыбами в Черном море и представителями средиземноморской по происхождению ихтиофауны. Следует отметить, что в Средиземном море обитает 48 видов акул и 39 видов скатов (Froese, Pauly, 2013).

Представители отрядов, найденных у черноморских эласмобранхий, являются космополитами и встречаются в Атлантическом, Тихом и Индийском океанах с наибольшим видовым разнообразием в тропических и субтропических регионах (Euzet, 1959; Goldstein, 1967; Williams, 1969; Campbell, Beveridge, 2002; Palm, 2004; Tyler, 2006; Healy et al., 2009; Ruhnke, 2011; Caira et al., 2012; Caira, Jensen, 2014; Caira et al., 2014). Однако некоторые роды цестод (например, из отряда Rhinebothriidea — род *Echeneibothrium*) распространены в более холодных водах (Caira et al., 2012).

Анализ литературы (Euzet, 1959; Campbell, Beveridge, 2002; Ball et al., 2003; Beveridge et al., 2004a-b; Palm, 2004; Tyler, 2006; Beveridge, Campbell, 2010; Ruhnke, 2011; Caira et al., 2013; Caira, Jensen, 2014; Ruhnke et al., 2015) показал, что последняя ревизия фауны цестод хрящевых рыб Средиземного моря опубликована в конце 1950-х годов (Euzet, 1959). После этой работы данные о средиземноморской фауне цестод пополнились описанием одного нового рода *Scalithrium* Ball, Neifar et Euzet, 2003 (Ball et al., 2003) и 2 новых видов, *Progrillotia dasyatidis* Beveridge, Neifar et Euzet, 2004 и *P. pastinacae* Beveridge, Neifar et Euzet, 2004 (Beveridge et al., 2004a), от ската *Dasyatis pastinaca* в районе Туниса. По данным (Euzet, 1959; Ball et al., 2003; Beveridge et al., 2004a) с учетом ревизий и синонимизаций таксонов (Beveridge et al., 2004b; Palm, 2004; Tyler, 2006; Ruhnke, 2011; Caira et al., 2013) у обследованных в Средиземном море скатов и акул зарегистрировано 83 вида цестод из тех же 7 отрядов, представители которых отмечены у эласмобранхий Черного моря. Наибольшее видовое разнообразие цестод отмечено у акул Средиземного моря (48 видов).

Из отряда Diphyllidea у средиземноморских скатов и акул зарегистрировано 9 видов цестод (Euzet, 1959; Tyler, 2006), принадлежащих к одному роду *Echinobothrium*, и у *R. clavata* отмечено 4 вида: *E. typus*, *E. harfordi* McVicar, 1976, *E. clavatum* Probert et Stobart 1989, *E. brachysoma* Pintner, 1889, тогда как в Черном море у этого ската обнаружен только один вид — *E. typus*. У *D. pastinaca* и *S. acanthias* данного водоема дифиллиды не обнаружены.

Из отряда Trypanorhyncha у хрящевых рыб в Средиземном море паразитируют 34 вида (Euzet, 1959; Palm, Walter, 2000; Beveridge et al., 2004a; Palm, 2004), 8 из них встречаются у *D. pastinaca*, 3 — у *R. clavata* и 1 — у *S. acanthias*, тогда как в Черном море у этих же хозяев зарегистрированы соответственно 5, 1 и 0 видов. Общими для Средиземного и Черного морей видами трипаноринх являются *Grillotia erinaceus*, паразитирующая у *R. clavata*, и *Dollfusiella aculeata*, *Parachristianella trygonis*, *Prochristianella papillifer*, *Progrillotia dasyatidis*, *Kotorella pronosoma* — у *D. pastinaca.*

В Средиземном море у скатов и акул обнаружено 10 видов цестод из отряда Rhinebothriidea (Euzet, 1959; Ball et al., 2003; Ruhnke, 2011), 5 из них — у *D. pastinaca* и 2 — у *R. clavata.* В Черном море у первого вида ската отмечено 4 вида, и только один — *Rhinebothrium walga* встречается у этого же хозяина в Средиземном море, у второго ската — 2 вида и 1 общий со средиземноморской фауной — *Echeneibothrium variabile*. В обоих морях у акулы *S. acanthias* отсутствуют представители риноботриид.

У скатов и акул в Средиземном море найдено 13 видов цестод из отряда Onchoproteocephalidea (Euzet, 1959; Goldstein, 1967; Williams, 1969; Campbell, Beveridge, 2002), 2 из них — у *R. clavata* и 1 — у *D. pastinaca*, тогда как у этих же скатов в Черном море зарегистрировано соответственно 4 и 3 вида. При этом только у *D. pastinaca* встречается вид — *Acanthobothrium crassicolle*, который паразитирует у этого ската и в Средиземном, и в Черном морях. У акулы *S. acanthias* в Средиземном и Черном морях цестод этого отряда не найдено.

У средиземноморских хрящевых рыб обнаружено 14 видов цестод из отряда Phyllobothriidea (Euzet, 1959; Ruhnke, 2011), у *D. pastinaca* паразитирует единственный представитель отряда — *Phyllobothrium pastinacae* Mokhtar-Mocamouri et Zamali, 1981, который не найден в Черном море. У *S. acanthias* из Средиземного моря отмечен *Phyllobothrium squali*, найденный также и у черноморского катрана. У ската *R. clavata* в обоих водоемах филлоботрииды не найдены.

У хрящевых рыб Средиземного моря встречаются только 3 вида из отряда «Tetraphyllidea» (Euzet, 1959; Pickering, Caira, 2012; Caira et al., 2012; Ruhnke, 2011), при этом они не отмечены у скатов *R. clavata* и *D. pastinaca*. Тогда как в Черном море у *D. pastinaca* найдены представители рода *Caulobothrium.* У акулы *S. acanthias* в обоих морях отмечена *Trilocularia gracilis*.

В настоящее время известно всего 5 находок цестод, предположительно принадлежащих к отряду Bothriocephalidea, у представителей класса хрящевых рыб: *Bothriocephalus squali* Ariola, 1889 от *Squalus cavedanus* из Средиземного моря, *B. squali-glauci* Rud., 1819 от акулы *Prionace glauca* (место обнаружение не указано) (Протасова, 1977), неизвестная цестода от *S. acanthias* из северной Атлантики (Kuchta, Scholz, 2007), *Oncodiscus maharashtrae* Jadhav et Shinde, 1981 от *Pastinachus sphen* из Индийского океана (Jadhav, Shinde, 1981) и *Bothriocephalus* sp. от *R. clavata* из Черного моря (Полякова, 2003). В связи с высказанным предположением Kuchta, Scholz (2007), что хрящевые рыбы являются случайными хозяевами этих цестод, поскольку ботриоцефалиды — типичные паразиты костистых рыб, в нашем сравнительном анализе фаун цестод из Средиземного и Черного морей цестоды из этого отряда не рассматриваются.

Таким образом, фауны цестод скатов *R. clavata*, *D. pastinaca* и акулы *S. acanthias* из Средиземного и Черного морей включают равное количество видов — 29. Однако видовой состав существенно различается. Общими для этих трех видов эласмобранхий из обоих водоемов оказалось 12 видов цестод: *Echinobothrium typus*, *Grillotia erinaceus*, *Dollfusiella aculeata*, *Parachristianella trygonis*, *Prochristianella papillifer*, *Progrillotia dasyatidis*, *Kotorella pronosoma*, *Rhinebothrium walga*, *Echeneibothrium variabile*, *Acanthobothrium crassicolle*, *Trilocularia gracilis* и *Phyllobothrium squali*. При этом 10 видов и 1 род (*Caulobothrium*) не зарегистрированы у исследованных видов скатов и акулы в Средиземном море. Учитывая средиземноморское происхождение эласмобранхий Черного моря, специфичность найденных цестод именно к этим хозяевам, такой высокий процент эндемизма (30 % видов) их черноморской фауны требует дальнейшего исследования этих гельминтов скатов и акулы, как в Черном, так и в Средиземном морях.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты № 15-04002645А и 15-29-02684оfi-м).

### Список литературы

Бисерова Н. М. 1991. Ультратонкая организация сколекса и покровов стробилы *Echinobothrium typus* (Cestoda: Diphyllidea). Труды Зоологического института АН СССР. 241: 153—171.

Васильева Е. Д. 2007. Рыбы Черного моря. Определитель морских, солоноватоводных, эвригалинных и проходных видов с цветными иллюстрациями, собранными С. В. Богородским. М.: Изд-во ВНИРО. 238 с.

Гаевская А. В. 2012. Паразиты и болезни рыб Черного и Азовского морей: I — морские, солоноватоводные и проходные рыбы. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. 380 с.

Гаевская А. В. 2013. Паразиты и болезни рыб Черного и Азовского морей: II — полупроходные и пресноводные рыбы. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. 354 с.

Гаевская А. В., Гусев А. В., Делямуре С. Л. и др. 1975. Определитель паразитов позвоночных животных Черного и Азовского морей: паразитические беспозвоночные рыб, рыбоядных птиц и морских млекопитающих. Киев: Наукова Думка. 552 с.

Гаевская А. В., Корнийчук Ю. М. 2003. Паразитические организмы как составляющая экосистем черноморского побережья Крыма. В кн.: Еремеева В. Н., Гаевской А. В. (ред.). Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор). Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. 425—490.

Корнюшин В. В. 1980. Некоторые итоги изучения фауны цестод позвоночных Украины. Тезисы IX конференции Украинского паразитологического общества, Ч. 2. Киев: Наукова Думка. 156—158.

Корнюшин В. В., Кулаковская О. П. 1984. О гетерогенности рода *Bothriocephalus* (Cestoda, Pseudophyllidea). Вестник зоологии. 3: 11—15.

Корнюшин В. В., Солонченко А. И. 1978. Переописание цестод *Grillotia erinaceus* (Beneden, 1858) и *Christianella minuta* (Beneden, 1849) от черноморских хрящевых рыб. Биология моря. 45: 26—33.

Мирошниченко А. И. 2004. Паразиты морских рыб Карадагского природного заповедника. В сб.: Карадаг. Гидробиологические исследования. Симферополь. Кн. 2. 86—101.

Найденова Н. Н., Солонченко А. И. 1989. Паразитофауна рыб. В кн.: Флора и фауна Заповедников СССР. Фауна Карадагского заповедника, оперативно-информационный материал. Люберцы: Изд-во ВИНИТИ. 6—19.

Османов С. У. 1940. Материалы к паразитофауне рыб Черного моря. Ученые записки Ленинградского государственного педагогического института. 30: 189—264.

Погорельцева Т. П. 1960. Материалы к изучению ленточных червей — паразитов рыб Черного моря. Труды Карадагской биологической станции. 16: 143—159.

Полякова Т. А. 2003. Обнаружение цестод рода *Bothriocephalus* (Rud., 1808) в черноморском скате *Raja clavata* (L.). Экология моря. 64: 30—34.

Полякова Т. А. 2006. Первое описание морфологи цестоды *Rhinebothrium walga* (Tetraphyllidea, Phyllobothriidae) от ската *Dasyatis pastinaca* из Черного моря. Вестник зоологии. 40 (1): 71—75.

Полякова Т. А. 2014. Цестоды скатов (Elasmobranchii: Batoidea) крымского побережья Черного моря (систематика, фауна, экология). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Севастополь. 24 с.

Полякова Т. А., Пронькина Н. В., Попюк М. П., Корнийчук Ю. М., Дмитриева Е. В. 2015. Новые и малоизученные виды гельминтов от рыб из акватории Новороссийска и Геленджика (Черное море, Кавказ). В сб.: Материалы XVII международной научной конференции «Биологическое разнообразие Кавказа и Юга России». Махачкала: Типография ИПЭ РД. 490—492.

Протасова Е. Н. 1977. Ботриоцефаляты — ленточные гельминты рыб. Основы цестодологии. М.: Наука. 8: 298 с.

Солонченко А. И., Руднева И. И. 1997. Систематическое положение цестоды «*Bothriocephalus scorpii*» от камбал Черного и Азовского морей и ее генетические вариации. Экология моря. 46: 75—77.

Ульянин В. Н. 1872. Материалы для фауны Черного моря. Известие общества любителей естествоведения, антропологии и этнографии. 9 (1): 79—32.

Ball D., Neifar L., Euzet L. 2003. Proposition de *Scalithrium* n. gen. (Cestoda, Tetraphyllidea) avec comme espece-type *Scalithrium minimum* (van Beneden, 1850) n. comb. parasite de *Dasyatis pastinaca* (Elasmobranchii, Dasyatidae). Parasite. 10 (1): 31—37.

Beveridge I., Campbell R. A. 2007. Revision of the *Grillotia erinaceus* (van Beneden, 1858) species copmlex (Cestoda: Trypanorhyncha) with the description of a new species, *G. brayi*. Systematic Parasitology. 68: 1—31.

Beveridge I., Campbell R. A. 2010. Validation of *Chistianella* Guiart, 1931 (Cestoda: Trypanorhyncha) and its taxonomic relationship with *Grillotia* Guiart, 1927. Systematic Parasitology. 76: 111—129.

Beveridge I., Neifar L., Euzet L. 2004a. Review of the genus *Progrillotia* Dollfus, 1946 (Cestoda: Trypanorhyncha), with a redescription of *Progrillotia pastinacae* Dollfus, 1946 and description of *Progrillotia dasyatidis* sp. n. Folia Parasitology. 51 (1): 33—44.

Beveridge I., Neifar L., Euzet L. 2004b. Eutetrarhynchid cestodes from Atlantic and Mediterranean elasmobranch fishes, with the description of two new species of *Dollfusiella* Campbell, Beveridge, 1994 and redescriptions of *Prochristianella papillifer* (Poyarkoff, 1909) Dollfus, 1957 and *Parachristianella trygonis* Dollfus, 1946. Systematic Parasitology. 59: 81—102.

Borcea L. 1934. Note preliminaire sur les cestodes des Elasmobranches ou Selaciens de la Mer Noire. Annales Scientifiques de l'Université de Jassy. 19: 345—369.

Caira J. N., Jensen K. 2014. A digest of elasmobranch tapeworms. Journal of Parasitology. 100 (4): 373—391.

Caira J. N., Jensen K., Barbeau E. 2012. Global Cestode Database. World Wide Web electronic publication. www. tapewormdb.uconn.edu. (Accessed July, 2012).

Caira J. N., Jensen K., Waeschenbach A., Olson P. D., Littlewood D. T. J. 2014. Orders out of chaos — molecular phylogenetics reveals the complexity of shark and stingray tapeworm relationships. International Journal for Parasitology. 44: 55—73.

Caira J. N., Marques F. P. L., Jensen K., Kuchta R., Ivanov V. 2013. Phylogenetic analysis and reconfiguration of genera in the cestode order Diphyllidea. International Journal for Parasitology. 43: 621—639.

Campbell R. A., Beveridge I. 2002. The genus *Acanthobothrium* (Cestoda: Tetraphyllidea: Onchobothriidae) parasitic in Australian elasmobranch fishes. Invertebrate Systematics. 16 (2): 237—344.

Dmitrieva E. V., Lyakh A. M., Kornyychuk Yu. M., Polyakova T. A., Popyuk M. P. 2015. IMBR Collection of marine parasites: the collection of marine parasites maintained by the Institute of Marine Biological Research. www.marineparasites.org. (Accessed at Nov 26, 2016).

Euzet L. 1959. Recherches sur les cestodes te' traphyllides des se' laciens des cotes de France. Docteur de' s Sciences Naturelles. Universite' de Montpellier, Montpellier, France, 263 p.

Euzet L. 1994. Order Tetraphyllidea Carus, 1863. In: Khalil L. F., Jones A., Bray R. A. (eds). Keys to the cestode parasites of vertebrates. Wallingford, CAB International. 149—194.

Froese R., Pauly D. 2013. FishBase: World Wide Web electronic publication: version. www.fishbase.org (Accessed October, 2013).

Goldstein R. J. 1967. The genus *Acanthobothrium* van Beneden, 1849 (Cestoda: Tetraphyllidea). Journal of Parasitology. 53 (3): 455—483.

Healy C. J., Caira J. N., Jensen K., Webster B. L., Littlewood D. T. J. 2009. Proposal for a new tapeworm order, Rhinebothriidea. International Journal for Parasitology. 39 (4): 497—511.

Jadhav B. V., Shinde G. E. 1981. A new species of *Oncodiscus* Yamaguti, 1934 (Cestoda: Tetraphyllidea) from India. Proceedings of the Indian Academy of Sciences, Parasitology Sciences. 2 (1): 26 —27.

Kornyushin V. V., Polyakova T. A. 2012. *Cairaeanthus* gen. n. (Cestoda, Rhinebothriidea), with the description of two new species from *Dasyatis pastinaca* in the Black Sea and the Sea of Azov. Vestnik zoologii. 46 (4): 291—308.

Kuchta R., Scholz T. 2007. Diversity and distribution of fish tapeworms of the «Bothriocephalidea» (Eucestoda). Parassitologia. 49 (3): 129—146.

Olson P. D., Caira J. N., Jensen K., Overstreet R. M., Palm H. W., Beveridge I. 2010. Evolution of the trypanorhyncha tapeworms: parasite phylogeny supports independent lineages of sharks and rays. International Journal for Parasitology. 40 (2): 223—242.

Palm H. W. 2004. The Trypanorhyncha Diesing, 1863. Bogor: PKSPL-IPB Press. 710 p.

Palm H. W., Overstreet R. M. 2000. New records of trypanorhynch cestodes from the Gulf of Mexico, including *Kotorella pronosoma* (Stossich, 1901) and *Heteronybelinia pallata* (Linton, 1924) comb. n. Folia Parasitologica. 47: 293—302.

Palm H. W., Walter T. 2000. Tentaculariid cestodes (Trypanorhyncha) from the Museum national d'Histoire naturelle. Paris, Zoosystema. 22: 641—666.

Palm H. W., Waeschenbach A., Olson P. D., Littlewood D. T. J. 2009. Molecular phylogeny and evolution of the Trypanorhyncha Diesing, 1863 (Platyhelminthes: Cestoda). Molecular Phylogenetics and Evolution. 52 (2): 351—367.

Pickering M., Caira J. N. 2012. A new hyperapolytic species, *Trilocularia eberti* sp. n. (Cestoda: Tetraphyllidea), from *Squalus cf. mitsukurii* (Squaliformes: Squalidae) off South Africa with comments on its development and fecundity. Folia Parasitology. 59 (2): 107—114.

Polyakova T. A. 2015. Description of *Echinobothrium typus* van Beneden, 1849 (Platyhelminthes: Diphyllidea) from *Raja clavata* Linnaeus, 1758 (Pisces: Rajidae) in the Black Sea. Russian Journal of Marine Biology. 41 (4): 272—278.

Ruhnke T. R. 1994. Resurrection of *Anthocephalum* Linton, 1890 (Cestoda: Tetraphyllidea) and taxonomic information on five proposed members. Systematic Parasitology. 29: 159—176.

Ruhnke T. R. 1996. Taxonomic resolution of *Phyllobothrium* van Beneden (Cestoda: Tetraphyllidea) and a description of a new species from the leopard shark *Triakis semifasciata*. Systematic Parasitology. 33: 1—12.

Ruhnke T. R. 2011. A Monograph on the Phyllobothriidae. In: Ratcliffe B. C. (eds.). Tapeworms of Elasmobranchs (Part III). Bulletin of the University of Nebraska State Museum. 25: 208 p.

Ruhnke T. R., Caira J. N., Cox A. 2015. The cestode order Rhinebothriidea no longer family-less: A molecular phylogenetic investigation with erection of two new families and description of eight new species of *Anthocephalum*. Zootaxa. 3904 (1): 051—081.

Tyler G. A. 2006. A monograph on the Diphyllidea (Platyhelminthes, Cestoda). In: Tapeworms of Elasmobranchs (Part II). Bulletin of the University of Nebraska State Museum. 20: 142 p.

Vasileva G. P., Dimitrov G. I., Georgiev B. B. 2002. *Phyllobothrium squali* Yamaguti, 1952 (Tetraphyllidea, Phyllobothriidae): redescription and first record in the Black Sea. Systematic Parasitology. 53: 49—59.

Williams H. H. 1969. The genus *Acanthobothrium* Beneden, 1849 (Cestoda: Tetraphyllidea). Nytt Magasin for Zoologi. 17 (1): 1—56.

Yamaguti S. 1959. The Cestoda of Vertebrates. In: Systema Helminthum, II, New York, Interscience Publishers, Inc. 860 p.

# CESTODES OF ELASMOBRANCHS (CHONDRICHTHYES: ELASMOBRANCHII) IN THE BLACK SEA: THE STATE AND PERSPECTIVES OF STUDY

T. A. Polyakova, A. V. Gaevskaya, V. V. Kornyushin, N. M. Biserova

*Key words*: cestodes, Bothriocephalidea, Diphyllidea, Trypanorhyncha, Tetraphyllidea, Rhinebothriidea, Phyllobothriidea, Onchoproteocephalidea, elasmobranchs, *Dasyatis pastinaca*, *Raja clavata*, *Squalus acanthias*, Black Sea.

## SUMMARY

Revision of the current state of the cestode fauna the Black Sea elasmobranchs — stingrays *Dasyatis pastinaca* (L.) and *Raja clavata* L. and shark *Squalus acanthias* L. revealed a low level of scrutiny: many species names cestodes referred to the Black Sea elasmobranchs are not currently valid; some species are summarized in the synonymous without studying of comparative morphology; transfer individual species cestodes in the other genera has not been confirmed by morphological studies; synonymy of certain species complicated and does not meet the acknowledged synonyms valid species; number of different species described under one name in the contradict each other reservoir; discovery of other species in the Black Sea, due to the absence in this reservoir of their specific final hosts, are questionable. Fauna of the cestodes from the rays *R. clavata*, *D. pastinaca* and shark *S. acanthias* in the Mediterranean and Black seas are compared. Equal numbers of cestoda species, namely — 29, are revealed in three investigated species of fish in both seas, and 12 of them are common. Endemism of the cestode fauna from the Black Sea elasmobranchs is about 30 %.